

## VIDA Y OBRA

## Commemoration of Alfred Greil (1876-1964)



189

This year it is 50 years since the Austrian morphologist Alfred Greil (Fig. 1A) died at the age of 88 on the 25th of May, 1964 (Haslhofer, 1965). He was born in Innsbruck in the Austro-Hungarian Empire on 30th of November 1876 and despite a long life, his extraordinary scientific output was seemingly cut short by the First World War. He was enlisted in 1914 as an army surgeon, but spent almost the entire war as prisoner in Russia. Russian prison camps had little food, were ripe with typhoid fever and dysentery and possibly had the highest rate of prisoner's death of any country (Volgyes, 1973) (a prelude to the Gulag that followed). His most dire time was 10 1/2 months of solitary confinement, a penalty he received on the suspicion of having poisoned water wells (Haslhofer, 1965). It may therefore be no surprise that his greatest works appear to be from before the First World War and he retired early from his (außerordentliche) professorship, in 1923.

In 1903 the discipline of morphology was far from the heydays of Gegenbaur and Haeckel (Nyhart, 1987) and Alfred Greil was only 26. Yet, in this year he published a marvelous detailed description of cardiac development in reptiles that, among other findings, found that the embryonic myocardial outflow tract becomes incorporated to the ventricle (Fig. 1B; Greil, 1903). We now know that the incorporation happens in all amniotic vertebrates and recent studies with Dil labelling and lineage tracing show that the pro-

cess is key to formation of the right ventricle in mammals and birds (e.g. Jensen et al., 2013). Five years later, and another five years later, he published the two volumes of his grandest work (Greil, 1908, 1913): more than 800 pages rich in exquisite illustrations on the development of the recently discovered Australian lungfish based on innumerable histological sections and wax plate models (Haslhofer, 1965). The volumes of 1908 and 1913 are tomes of insight on comparative anatomy. But, to be honest, I cannot say this with confidence, because Greil is not an easy read, even to the native speaker of German I suspect (Greil always published in German). And who, among scientists today, would take the effort and find it sufficiently rewarding to read and understand 800 pages of century old specialized and complex German? Not many, but maybe more should: Ericsson et al. studied the migratory neural crest cells during cranial development in the Australian lungfish and finding that much had already been described by Greil they republished some of his figures (Olsson et al., 2004; Ericsson et al., 2008).

Before Greil died in 1964, comparative physiologists focusing on hemodynamics such as Fred White (1956) started a renewed interest in the reptile heart that lasts to this day and in Fred White's (exaggerated?) words Greil's work of 1903 "forms the basis for much of our subsequent knowledge of the anatomy of the vertebrate heart". White (1976) further attributes to

Greil (1903) the first attempts to measure mixing of systemic and pulmonary venous blood streams within the reptile heart, so-called shunting, a topic of continual debate (Jensen et al., 2014). Much emphasis was placed by Greil (1903) on the ventricle of the varanid lizards, Komodo dragons and lesser kin, because of a partial structural division into left and right sides (Fig. 1C). Indeed, in the 1970'ies and 80'ies blood pressure measurements revealed a low pressure right ventricle and a high pressure left ventricle unlike any other squamate reptile, but analogous to the mammalian heart (Burggren et al., 1997). Therefore, the varanid heart is now used in textbooks on vertebrate anatomy and physiology as the conceptual missing link between the single ventricle of the most reptiles and the four chambered hearts of mammals and birds that evolved independently from reptile-like ancestors (e.g. Kardong, 1997; Randall et al., 2002). Due to his physical appearance, force of his voice and complicated phrasings, Haslhofer (1965) suggests that Alfred Greil had the likeness of a prophet or wizard and while he spend many years with little recognition, his work is still used a century later.

**Acknowledgements:** Bjarke Jensen was supported by The Danish Council for Independent Research | Natural Sciences.

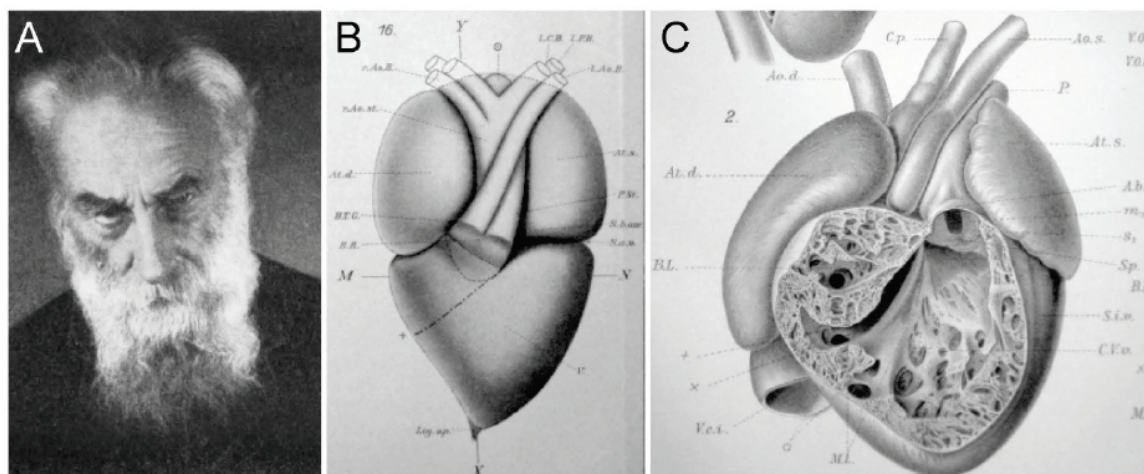
Bjarke Jensen<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Department of Bioscience-Zoophysiology, Aarhus University, 8000 Aarhus C, Denmark. <sup>2</sup>Department of Anatomy, Embryology & Physiology, Academic Medical Center, University of Amsterdam, 1105AZ Amsterdam, The Netherlands. [bjarke.jensen@biology.au.dk](mailto:bjarke.jensen@biology.au.dk)



### Referencias citadas:

- \* Burggren, W.W., Farrell, A.P., Lillywhite, H. 1997. Vertebrate cardiovascular systems. Handbook of Physiology 1: 215-308.
- \* Ericsson, R., Joss, J., Olsson, L. 2008. The fate of cranial neural crest cells in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*. Journal of Experimental Zoology B 310: 345-354.
- \* Greil, A. 1903. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus Arteriosus der Wirbelthiere. Morphologisches Jahrbuch 31: 123-210.
- \* Greil, A. 1908. Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus forsteri*. I. Gesamtentwicklung bis zum beginn der Blutzirkulation. Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena 4: 661-934.
- \* Greil, A. 1913. Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus forsteri*. II. Die epigenetischen Erwerbungen während der Stadien 39-48. Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena 9: 935-1492.
- \* Haslhofer, L. 1965. Alfred Greil. Wiener Klinische Wochenschrift 12: 175-176.
- \* Jensen, B., van den Berg, G., van den Doel, R., Oostra, R.J., Wang, T., Moorman, A.F. 2013. Development of the hearts of lizards and snakes and perspectives to cardiac evolution. PloS One 8: e63651.
- \* Jensen, B., Moorman, A.F.M., Wang, T. 2014. Structure and function of the hearts of lizards and snakes. Biological Reviews 89: 302-336.
- \* Kardong, K.V. 1997. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution, second ed. McGraw-Hill, Boston, MA, USA.
- \* Nyhart, L. 1987. The Disciplinary Breakdown of German Morphology, 1870-1900. Isis 78: 365-389.
- \* Olsson, L., Hoßfeld, U., Bindl, R., Joss, J.M.P. 2004. The development of the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Osteichthyes, Dipnoi, Neoceratodontidae): from Richard Semon's pioneering work to contemporary approaches. Rudolstädter Naturhistorische Schriften 12: 51-128.
- \* Randall, D., Burggren, W., French, K. 2002. Eckert animal physiology, fifth ed. Macmillan.
- \* Volgyes, I. 1973. Hungarian prisoners of war in Russia, 1916-1919. Cahiers du monde russe et soviétique 14: 54-85. doi : 10.3406/cmr.1973.1171.
- \* White, F.N. 1956. Circulation in the reptilian heart (*Caiman sclerops*). Anatomical Record 125: 417-431.
- \* White, F.N. 1976. Circulation, in: Gans, C. (Ed.), Biology of the Reptilia vol 5 (Physiology A). Academic Press, New York, pp. 275-334.



**Figure 1: Portrait of and illustrations by Alfred Greil.** A. Undated portrait photo of Alfred Greil (from Haslhofer, 1965). B. Schematic drawing of the fetal heart of the sand lizard (*Lacerta agilis*). The bordered area of the ventricle below the outflow tracts is the ventricularized embryonic conus (from Greil, 1903). C. A view into the right ventricle, or cavum pulmonale, of the lace monitor (*Varanus varius*); an example of the exquisite artwork (and preparations) of Greil (1903).

**Figura 1: Retrato de e ilustraciones realizadas por Alfred Greil.** A. Retrato fotográfico sin fecha de Alfred Greil (a partir de Haslhofer, 1965). B. dibujo esquemático del corazón fetal del lagarto de arena (*Lacerta agilis*). El area punteada en el ventrículo bajo el tracto de salida es el conus embrionario ventricularizado. (Greil, 1903). C. vista del ventrículo derecho, o cavum pulmonale, del varano arborícola (*Varanus varius*), un ejemplo del exquisito trabajo gráfico (y calidad de la preparación de las muestras) de Greil (1903).



## Conmemoración de Alfred Greil (1876-1964)

Este año se cumplen 50 de la muerte, a los 88 años, un 25 de mayo de 1964 (Halshofer, 1965), del morfológo austríaco Alfred Greil (Fig.1A). Greil nació en Innsbruck, en pleno Imperio Austrohúngaro, el 30 de noviembre de 1876 y a pesar de su larga vida, su extraordinaria producción científica se vio gravemente limitada por la Primera Guerra Mundial. Fue reclutado en el ejército como cirujano militar, pero pasó prácticamente toda la guerra como prisionero en Rusia. Los campos de prisioneros rusos apenas tenían alimentos, estaban asolados por las fiebres tifoideas y la disentería y posiblemente tenían la tasa más alta de muerte de reclusos de cualquier país (Volgyes, 1973), preludiviendo a los tristemente célebres gulags que los seguirían en el tiempo. El peor período de Greil en estos campos fueron los diez meses y medio que pasó aislado, un castigo recibido como sospechoso de haber envenenado los pozos de agua del campo (Halshofer, 1965). Con estos antecedentes no es sorprendente que la mayor parte de los mejores trabajos de Greil precedan a la primera guerra mundial y que nuestro hombre se retirara de forma temprana de su cátedra en 1923.

En 1903 la morfología, como disciplina, estaba lejos de conservar el prestigio que había tenido en el pasado con los trabajos de Gegenbaur y Haeckel (Nyhart, 1987) y por aquel entonces Greil sólo tenía 26 años. Sin embargo, ese mismo año publicó una maravillosa y detallada descripción del desarrollo cardíaco en reptiles que, entre otros descubrimientos, puso de manifiesto que el tracto de salida miocárdico del corazón embrionario (la región por la que la sangre sale del corazón) se incorpora al ventrículo (Fig.1B, Greil, 1903). Ahora sabemos que esta incorporación ocurre en todos los vertebrados amniotas y estudios recientes basados en el trazado de linajes celulares con la carbo-cianina Dil indican que este proceso es clave en la formación del ventrículo derecho en aves y mamíferos (Jensen et al., 2013). Cinco y diez años después, publicó en dos volúmenes su obra más importante (Greil, 1908, 1913): más de 800 páginas ricamente ilustradas sobre el desarrollo del recientemente descubierto pez pulmonado australiano, estudio basado en una innumerable cantidad de secciones histológicas y modelos en placas de cera (Halshofer, 1965). Estos dos volúmenes muestran una singular capacidad de penetración en el ámbito de la anatomía comparativa. Sin embargo, para ser honesto, debo decir que esto no puedo decirlo con completa confianza, ya que en muchos casos Greil no es fácil de leer incluso en su lengua alemana nativa (Greil siempre publicó sus obras en alemán). ¿Y quién, de entre los científicos de hoy en día, haría el esfuerzo y encontraría lo suficientemente gratificante leer y entender 800 páginas de unos textos especializados y con más de un siglo de antigüedad? No demasiados, pero quizá muchos más deberían: Ericsson y colegas estudiaron la migración de las células de la cresta neural durante el desarrollo del pez pulmonado australiano para descubrir que una buena parte de sus observaciones ya habían sido publicadas por Greil, con lo que optaron por republicar parte de su trabajo original (Olsson et al., 2004; Ericsson et al., 2008).

Antes de la muerte de Greil en 1964, distintos expertos en fisiología comparada interesados en hemodinámica como Fred White (1956) reactivaron un interés por el estudio del corazón reptiliano que ha perdurado hasta nuestros días. En las propias (¿exageradas?) palabras de F. White, el trabajo de Greil publicado en 1903 “constituye la base de mucho del subsiguiente conocimiento de la anatomía del corazón vertebrado”. Después White (1976) atribuirá a Greil (1903) el primer intento de medir la mezcla de las corrientes sanguíneas pulmonar y sistémica, el llamado *shunting*, en el corazón reptiliano, un tema sujeto a continuo debate (Jensen et al., 2014). El trabajo de Greil (1913) incidió especialmente en el estudio del corazón de los varánidos, incluyendo el dragón de Komodo y otros varanos menores, dada la división parcial del ventrículo en regiones derecha e izquierda (Fig. 1C). De hecho, durante las décadas de los setenta y ochenta del siglo pasado las medidas de la presión sanguínea en este tipo de animales reveló la existencia de baja presión sanguínea en el ventrículo derecho y alta en el izquierdo, tal y como sucede en los mamíferos y al contrario de lo que pasa en otros reptiles escamosos (Burggren et al., 1997). Por lo tanto el corazón de los varánidos es hoy en día considerado en los libros de texto de anatomía y fisiología como el eslabón perdido conceptual entre el ventrículo único de muchos reptiles y el corazón tetracameral de aves y mamíferos, que evolucionaron independientemente a partir de ancestros reptilianos comunes (Kardong, 1997; Randall et al., 2002). Debido a su apariencia física, la fuerza de su voz y su compleja escritura, Halshofer (1965) ha sugerido que la figura de Alfred Greil guarda similitudes con la de un profeta o mago, de forma tal que mientras que su trabajo ha sido poco reconocido durante muchos años, su trabajo es aún considerado un siglo después de haber sido realizado.

Bjarke Jensen<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Department of Bioscience-Zoophysiology, Aarhus University, 8000 Aarhus C, Denmark. <sup>2</sup>Department of Anatomy, Embryology & Physiology, Academic Medical Center, University of Amsterdam, 1105AZ Amsterdam, The Netherlands. [bjarke.jensen@biology.au.dk](mailto:bjarke.jensen@biology.au.dk)

Traducción al español: José María Pérez Pomares